

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Ecolocación en murciélagos en el Neotrópico.

Monografía previa a la obtención del título de Licenciada en
Ciencias Biológicas

MARIA CRISTINA SANTACRUZ GUZMAN

Quito, 2015

CERTIFICACIÓN

Certifico que la Monografía de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. María Cristina Santacruz Guzmán ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Mtr. Santiago F. Burneo

Director de la Monografía

Quito, 23 de marzo de 2015

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. DESARROLLO TEÓRICO	8
4.1. LOS MURCIÉLAGOS (ORDEN CHIROPTERA)	8
4.1.2. MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES.....	8
4.2. ECOLOCACIÓN EN MURCIÉLAGOS: ASPECTOS GENERALES.....	9
4.2.1. ¿QUÉ SIGNIFICA ECOLOCACIÓN?	9
4.2.2. ADAPTACIONES PARA LA ECOLOCACIÓN	10
4.3. LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN.....	11
4.3.1. PARÁMETROS ACÚSTICOS	11
4.4. COMPONENTES DEL PULSO DE ECOLOCACIÓN	14
4.4.1. COMPENSACIÓN DEL EFECTO <i>DOPPLER</i>	15
4.5. DISEÑO DE LLAMADAS	16
4.6. FLEXIBILIDAD EN EL DISEÑO DE LLAMADAS	18
4.6.1. INTENSIDAD Y DIRECCIONALIDAD DE LA SEÑAL COMO PARÁMETRO DE FLEXIBILIDAD.....	19
4.6.2. CICLO DE TRABAJO (" <i>DUTYCYCLE</i> ").....	22
4.7. LLAMADAS SOCIALES Y LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN	22
4.8. DETECCIÓN, LOCALIZACIÓN Y CLASIFICACIÓN	23

4.9. FASES DE LLAMADAS: COMPORTAMIENTO EN CACERÍA DE	
INSECTOS	24
4.10. FORRAJEО, HÁBITAT Y ECOLOCACIÓN	25
4.11. GREMIOS DE MURCIÉLAGOS: UN AVANCE EN LA CLASIFICACIÓN DE	
FORRAJEО Y CONDUCTA DE ECOLOCACIÓN	28
4.12. EVOLUCIÓN Y ECOLOCACIÓN	33
4.13. MONITOREO ACÚSTICO	34
4.14. DETECTORES ACÚSTICOS	36
4.14.1. MECANISMOS DE CONVERSIÓN DE ULTRASONIDO	38
4.14.2. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE LLAMADAS	40
4.15. BIBLIOTECAS DE LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN	41
4.16. ECOLOCACIÓN Y CONSERVACIÓN DE MURCIÉLAGOS	43
5. CONCLUSIONES	46
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
7. FIGURAS.....	55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Espectrograma.....	56
Figura 2. Oscilograma.....	56

1. RESUMEN

Este trabajo de revisión bibliográfica repasa el estado del arte de la discusión científica sobre ecolocación en murciélagos neotropicales. Se revisaron artículos científicos publicados desde 2010 en adelante sobre ecolocación en relación a varios aspectos como hábitos de forrajeo, parámetros acústicos, monitoreo acústico, neuroetología e identificación de especies en el Neotrópico. La primera sección es una introducción teórica al concepto donde se parte de las necesarias definiciones tanto de la ecolocación en general como adaptaciones de los murciélagos para la ecolocación. En la sección siguiente se analizan los últimos estudios sobre los parámetros acústicos que incluyen revisiones actualizadas de datos como considerados relevantes. Se discuten aspectos relacionados al diseño de llamadas de ecolocación tales como la flexibilidad, la intensidad, el ciclo de trabajo, la direccionalidad y las llamadas sociales. Después, la monografía aborda aspectos de ecología relacionados a la ecolocación. En esta parte, el trabajo presenta algunos avances encontrados del conocimiento científico sobre las tareas de la ecolocación relacionadas a los hábitos de forrajeo y, las adaptaciones de las llamadas al hábitat donde los murciélagos cazan. Se revisa una nueva propuesta de clasificación de gremios en relación a los hábitos de forrajeo y espacios que ocupan los murciélagos en el bosque. Se revisa también el monitoreo acústico, los detectores acústicos, los mecanismos de conversión y análisis de llamadas grabadas. Se revisan las bibliotecas de llamadas de ecolocación y algunas recomendaciones al respecto de su construcción. Se discute de manera general la evolución de la ecolocación y finalmente, se aborda la importancia de la relación entre ecolocación y conservación.

ambiental y la ecolocación como una posible herramienta para el monitoreo global de murciélagos.

Palabras clave: ecolocación, forrajeo, llamadas, parámetros acústicos.

2. ABSTRACT

This bibliographic review examines the state-of-the-art scientific discussion about echolocation in neotropical bats. Scientific articles about echolocation with respect to foraging patterns, acoustic parameters, acoustic monitoring, neuroethology, and species identification in the neotropic ecozone, published since 2010 and thereafter, are reviewed. The first section is a theoretical introduction to the concept, based on the definitions that are needed to understand echolocation in general and how bats are adapted for echolocation. The following section examines the latest studies on acoustic parameters, which include up-to-date reviews of data deemed relevant. It covers aspects involved in the design of echolocation calls, such as flexibility, intensity, the work cycle, directionality and social calls. Afterwards, the monography tackles the ecological aspects of echolocation. In this part, this monography presents some of the scientific breakthroughs made in understanding echolocation activities involving foraging habits and ensuring that calls are adapted to the habitat where bats hunt. A new proposal for classifying categories with respect to foraging habits and spaces occupied by bats in the woods is examined as well. Acoustic monitoring, acoustic detectors, conversion mechanisms and the analysis of recorded calls are also studied. This monography also refers to the libraries of echolocation calls and suggests recommendations about how to build these libraries. The monograph also includes a general discussion about the evolution of echolocation and, in conclusion, tackles the importance of the relationship between echolocation and environmental conservation and the use of echolocation as a possible tool for global monitoring of

bats.

Key words: echolocation, foraging, calls, acoustic parameters

3. INTRODUCCIÓN

Este trabajo de revisión bibliográfica trata sobre la ecolocación en los murciélagos neotropicales. El objetivo principal planteado se enfocó en la revisión *del estado del arte* de las discusiones científicas sobre ecolocación.

La literatura científica sobre ecolocación es sumamente abundante. Adams (2013) menciona que solo en el tema relacionado a monitoreo acústico se han publicado desde 2011 más de 500 artículos científicos. Para la delimitación de esta monografía se tomaron en cuenta dos criterios: 1) revisar artículos científicos publicados desde 2010 en adelante relacionados a ecolocación, y 2) revisar artículos relacionados con varios aspectos de la ecolocación como por ejemplo hábitos de forrajeo, los nuevos estudios sobre parámetros acústicos, el monitoreo acústico, estudios en el Neotrópico de identificación de especies, etc. En relación al segundo criterio, varios artículos revisados son de fechas anteriores a 2010 debido a su relevancia en el tiempo y a ser considerados esenciales para la comprensión de varios aspectos de ecolocación.

La primera etapa consistió en la selección y compilación de los artículos científicos. Se utilizaron varias bases de datos de publicaciones académicas como *JSTOR*, *Web of Science*, *PubMed*, la Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal. También se ubicaron artículos en revistas

especializadas como *Acta Chiropterologica*, *Chiroptera Neotropical*, *Therya* – Asociación Mexicana de Mastozoología–. Así se construyó una base de aproximadamente 70 artículos científicos en los cuales se fundamenta esta monografía. Se incluyeron también dos disertaciones de Doctorado y varias tesis de maestría y licenciatura. En esta base de datos se clasificaron los artículos de acuerdo a temas relacionados con parámetros acústicos, evolución de ecolocación, neuroetología, biblioteca de llamadas, estudios relacionados a hábitat y forrajeo, estudios de monitoreo acústicos y detectores, entre otros.

El desarrollo teórico de la monografía está organizado de la siguiente manera: en la primera parte se hace una introducción a los aspectos generales de ecolocación que incluyen una definición general de ecolocación y la revisión de las adaptaciones de los murciélagos para la ecolocación. Luego se repasan las llamadas de ecolocación empezando por los parámetros acústicos y características físicas del sonido que son determinantes para la caracterización de las llamadas, incluyendo los componentes del pulso y el concepto del efecto *Doppler*. Después, la monografía describe el diseño de las llamadas y aspectos relacionados como la flexibilidad, la intensidad, el ciclo de trabajo, la direccionalidad y las llamadas sociales. A continuación, se abordan aspectos de ecología relacionados a la ecolocación. Se profundiza sobre las tareas de la ecolocación y el uso de las llamadas para la cacería, que luego se articula con los hábitos de forrajeo y el hábitat en donde los murciélagos realizan la cacería. Se repasa una nueva propuesta de clasificación relacionada a los gremios de murciélagos. La evolución de la ecolocación también se examina de manera rápida. El monitoreo acústico es analizado junto a los detectores acústicos, mecanismos de conversión y análisis

digital de llamadas grabadas. Se revisa rápidamente el tema de las bibliotecas de llamadas de ecolocación. Para terminar, se menciona la relación entre ecolocación y conservación. Al final, la monografía presenta algunas conclusiones puntuales. Se espera que este esfuerzo contribuya a los estudiantes interesados en realizar investigaciones sobre ecolocación en el futuro.

4. DESARROLLO TEÓRICO

4.1. LOS MURCIÉLAGOS (ORDEN CHIROPTERA)

Los murciélagos representan el segundo orden más biodiverso dentro de los mamíferos después de los roedores (orden Rodentia), y constituyen aproximadamente el 20% de todas las especies de mamíferos (Simmons, 2005). El orden Chiroptera consiste de 19 familias (Denzinger y Schnitzler, 2013). Son los únicos mamíferos con capacidad real de volar y en su gran mayoría utilizan un atributo muy importante, la ecolocación (Jakobsen *et al.*, 2013; Jones y Teeling, 2006). Estas dos características confluyen para este grupo se distribuya en casi todos los hábitats terrestres y zonas climáticas, excepto por las zonas polares y zonas montañosas muy altas y que ocupen diversos nichos ecológicos. (Jones y Teeling, 2006). Debido a su amplia distribución, su capacidad de vuelo y sus adaptaciones en comportamiento combinadas con sus sistemas sensoriales y motores, los murciélagos tienen acceso a una gran diversidad de alimento, lo que deriva en una especialización en diversos grupos tróficos: frugívoros, nectarívoros, insectívoros, carnívoros e incluso, tres especies de murciélagos hematófagos (Aguirre, 2007; Barboza-Marquéz, 2009; Kalko, 1997). Se estima que de las aproximadamente 1 200 especies descritas, alrededor de 1 000 especies utilizan ecolocación (Ratcliffe *et al.*, 2013).

4.1.2. MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES

En la región Neotropical, entendida como la región que comprende desde las zonas bajas de México hasta “Tierra del Fuego” en el cono sur de América (incluyendo el Caribe), existe un registro de diversidad de aproximadamente 380 especies y 98 géneros (Solari y Martínez-Arias, 2014).

En Ecuador, los murciélagos están representados en ocho familias, 63 géneros y 171 especies. Este orden representa un poco más del 40% de la diversidad de mamíferos del país (Tirira, 2014).

4.2. ECOLOCACIÓN EN MURCIÉLAGOS: ASPECTOS GENERALES

4.2.1. ¿QUÉ SIGNIFICA ECOLOCACIÓN?

En 1944, el zoólogo estadounidense Donald Griffin acuñó el término “ecolocación” para definir una de las características más singulares de la mayoría de murciélagos: su habilidad para navegar y cazar en la noche (Griffin, 1958). De manera sintetizada, “la ecolocación se refiere al proceso de localizar obstáculos mediante el análisis de ecos” (Fenton, 2013). Los murciélagos emiten señales acústicas, mayormente ultrasónicas, en un entorno determinado. El posterior retorno de los ecos desde una presa potencial o de otros objetos en el ambiente (por ejemplo, vegetación) son objeto de un sofisticado análisis e interpretación que permite al animal determinar el tamaño, la posición (tanto del murciélago como del objeto), el alcance, la velocidad, la forma, la dirección y la composición de su entorno en un campo auditivo (Moss y Surlykke, 2001; Schnitzler y Kalko, 2001; Suga, 1990). El estudio de la ecolocación cubre varios campos científicos, desde

neuroetología hasta ecología del comportamiento, filogenia, genética y bioacústica (Fenton, 2013).

4.2.2. ADAPTACIONES PARA LA ECOLOCACIÓN

Los murciélagos que utilizan ecolocación presentan adaptaciones, principalmente en los oídos y en el cerebro. En la mayoría de murciélagos, las llamadas se producen en la laringe aunque en ciertas especies (como las del género de megaquirópteros *Rousettus*) se producen “clicks de la lengua”. Los pulsos son emitidos por la boca o, en pocos casos, por las fosas nasales (Fenton, 2013). La laringe está compuesta de músculos de contracción rápida que permiten a los murciélagos emitir sobre 160 llamadas por segundo y que permiten la producción de fases especializadas como el “buzz terminal” en las llamadas de forrajeo (Elemans *et al.*, 2011). Otras características anatómicas son los grandes pabellones del oído, específicamente, el trago, que influencia la percepción de los ecos, característica común de los murciélagos filostómidos y vespertilionidos. También están las adaptaciones de las estructuras faciales, también de filostómidos como son las hojas nasales que afectan el patrón del sonido de radiación, alejándolo del rostro del murciélago (Fenton, 2010). El estudio de Veselka *et al.* (2010) reveló además, la articulación directa y, algunas veces, la fusión del hueso estilohial (parte del aparato hioide de los mamíferos) con el hueso timpánico en los murciélagos que utilizan ecolocación que para permitir el registro de las señales emitidas en el cerebro de los murciélagos.

En los murciélagos, los componentes del sistema auditivo y sus mecanismos son más pronunciados y sin mayores cambios adicionales en relación al sistema auditivo característico de los mamíferos. (Fenton, 2013; Moss y Surlykke, 2010). Como menciona Pollack (2010) “los murciélagos son mamíferos y la naturaleza no

inventó un nuevo sistema auditivo para ellos”. En esto coinciden varios autores a través de los años.

Uno de los componentes más pronunciados del sistema auditivo es la cóclea, específicamente, su membrana basilar que es la adaptación que permite el análisis de los ecos. Pollack, (2010) revisa la neuroetología de los murciélagos y menciona que la membrana basilar de la cóclea sirve para analizar y procesar información del eco. La fóvea acústica que resulta de especializaciones mecánicas en esta membrana es un área de mayor sensibilidad al rango de frecuencias y presenta una capacidad de respuesta mucho mayor, comparada con otras regiones, a las distintas frecuencias (Fenton, 2012). Esta transformación de onda mecánica a señales que puedan ser interpretadas por el sistema auditivo central, y luego por el cerebro, es la función de la fóvea acústica. El movimiento de la membrana basilar genera o alerta a una variedad formidable de neuronas auditivas primarias, ajustadas de manera muy específica, en el sistema auditivo central. Los distintos tipos de neuronas generan un potencial de acción en respuesta únicamente a combinaciones específicas de la señal como la duración, frecuencia e intensidad (Fenton, 2012).

Esto constituye lo que Pollack denomina la “tonotopía específica” según el tipo de componente de acuerdo a las familias y a las tareas de ecolocación a cumplir. Para el análisis de los ecos recibidos en base a las frecuencias (y con información de las características físicas, ya sea de la presa, follaje o de un obstáculo) intervienen los mecanismos de recepción y procesos computacionales en el cerebro.

4.3. LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN

4.3.1. PARÁMETROS ACÚSTICOS

El conjunto de señales ultrasónicas emitidas por un murciélago forman las llamadas de ecolocación. Estas llamadas tienen una serie de parámetros acústicos relacionados al sonido, los cuales son de mucha importancia en relación a las prácticas de identificación y monitoreo acústico de murciélagos. La detección de los sonidos y el análisis de estos parámetros en relación con, por ejemplo, hábitats o comportamiento constituyen gran parte de los estudios científicos y literatura disponible. Se revisaron las definiciones de las características más importantes basándose en Adams (2013); Estrada-Villegas *et al.* (2013); Fenton (2013); Kalko y Aguirre (2007); Lisón (2011); Pollack, (2010); y Rivera-Parra (2011).

FRECUENCIA

Se define a la frecuencia como el número de ciclos por unidad de tiempo. La unidad es el hertzio (símbolo Hz) en el sistema internacional de unidades SI y representa un evento, o ciclo, por segundo. Los pulsos en las llamadas de ecolocación en murciélagos presentan un rango de frecuencias que van desde los 8 a 200 kHz. En este amplio rango, se determinan las especificidades de los distintos tipos de llamadas. Para estudiar las frecuencias de una onda se utiliza el espectrograma que corresponde a una figura en un plano cartesiano donde el eje x corresponde al tiempo, usualmente en milisegundos, y el eje y a la frecuencia (Fenton, 2004). Así espectrograma (Figura 1) es una de las mejores maneras de visualizar las llamadas de ecolocación (Parsons y Szewczak, 2009). Además de la frecuencia, en ecolocación se utilizan varias características relacionadas como: la frecuencia inicial, que es la frecuencia del comienzo de la llamada y la correspondiente a la terminación que es la frecuencia final; la frecuencia más alta que corresponde a la de mayor amplitud; y, la frecuencia de máxima energía que se mide por el pico registrado con más intensidad (decibeles). Fenton (2013) enfatiza

que si bien la mayoría son frecuencias ultrasónicas, no todas lo son, por lo tanto es erróneo describir a la ecolocación de manera general como ultrasónica. Algunos murciélagos de la familia *Vespertilionidae* emiten sonidos que pueden ser escuchados por el oído humano.

DURACIÓN

La duración mide el tiempo del inicio del pulso y el final. La unidad es el milisegundo (ms). Para los análisis de duración se utiliza el oscilograma (Figura 2).

INTENSIDAD o AMPLITUD

Se refiere a la fuerza con que se emite la frecuencia y se mide en decibeles dB. Los rangos de intensidad en la ecolocación van de alta a baja intensidad en un rango de 130 a 60 decibeles de nivel acústico medidos a partir de 10 cm de la fuente (Fenton, 2010). Se mide en espectros de poder que combinan la frecuencia con la intensidad (Fenton, 2014).

INTERVALO DE PULSO

Intervalo de tiempo que transcurre entre un pulso y otro medido en milisegundos (ms).

ARMÓNICOS

Se refiere a señales repetidas en base a la señal fundamental. Algunas llamadas de ecolocación presentan mayoritariamente una sola señal acústica, pero

otras presentan además estos conjuntos de señales repetidas. El estudio de armónicos es importante para la caracterización de ciertas familias (Lisón, 2011).

ANCHO DE BANDA

El ancho de banda es la diferencia entre la frecuencia inicial y la final. La banda ancha se refiere a cambios largos en frecuencia sobre una duración corta. La banda angosta significa poco cambio en frecuencia sobre el tiempo (Fenton, 2010).

Todas estas características son parámetros acústicos. Las métricas obtenidas de estos parámetros se utilizan para caracterizar llamadas de ecolocación. Dependiendo de los estudios, se pueden usar para la identificación de especies o la determinación de estructuras de micro hábitats, hábitos de forrajeo, entre otros.

4.4. COMPONENTES DEL PULSO DE ECOLOCACIÓN

Las llamadas de ecolocación tienen diferentes componentes. Estas diferencias varían según los investigadores. En términos generales, Moss y Surlykke (2010) clasifican los componentes en dos tipos: tipo CF (frecuencia constante) registrada en pocas especies y los de tipo FM (frecuencia modulada) que se registra en la mayoría de especies de murciélagos. En base a esta misma característica Suga (1990) clasifica tres tipos de llamadas: los murciélagos FM, los murciélagos CF y los CF-FM.

Pollak (2010) clasifica de manera más fina las llamadas según los componentes en tres tipos: las primeras, llamadas ruidosas FM; las segundas, las

llamadas suaves FM. Estos dos tipos difieren entre sí por la intensidad. Las llamadas suaves son características de los “murciélagos susurradores” (*whispering bats*). El tercer tipo se refiere a las llamadas FM-CF que se caracteriza por un largo componente CF con un final empinado corto en FM, tomando la definición de Suga (1990). Schnitzler *et al.* (2003) sugieren tres categorías: banda ancha, banda corta y llamadas de larga frecuencia constante con compensación del efecto *Doppler*.

Kalko y Aguirre (2007) también se refieren de manera general a tres tipos: tipo FM, frecuencia modulada con una característica principal referida a que son pulsos de corta duración y de banda ancha (*broadband*); tipo CF, frecuencia constante con la principal característica que la frecuencia se mantiene constante en un rango de tiempo en banda corta (*narrow band*); y, tipo QCF, frecuencia casi constante, cuya frecuencia también es de banda corta pero de menor duración en relación a CF. De acuerdo a Kalko y Aguirre (2007), en el tipo de componente CF los murciélagos compensan el efecto *Doppler* y en las llamadas QCF no compensan. El tipo CF y QCF se registra en murciélagos que cazan insectos en ambientes con follajes densos. Los elementos FM y QCF pueden ser modulados ya sea hacia arriba o hacia abajo.

Esta corta revisión da cuenta de que no hay un único modo de clasificación y que existen pequeñas variantes de acuerdo a los científicos que las proponen. El consenso es usar el ancho de banda como referente principal.

4.4.1. COMPENSACIÓN DEL EFECTO DOPPLER

Una manera sencilla de describir el efecto *Doppler* es pensar en un automóvil que rueda en una carretera recta mientras presiona el claxon. Mientras más se acerca el automóvil al sujeto de observación (por ejemplo, alguien parado en el borde de la carretera en un punto determinado) más fuerte se vuelve el sonido del

pito y, mientras más se aleja, más se debilita este sonido. En síntesis, se refiere a un cambio de frecuencia en la relación observador – producto del movimiento del emisor.

Cuando los murciélagos cazan, el movimiento relativo de la presa es uno de los problemas a resolver compensando el efecto *Doppler*. Este descubrimiento fue hecho por el científico H. U. Schnitzler en 1968. Esta compensación de los ecos retornantes consiste en reducir la frecuencia de los pulsos emitidos mientras el murciélago vuela y así compensar el efecto *Doppler* de los ecos que retornan en una frecuencia más alta (Moss y Surlykke, 2010; Pollak, 2010).

Así, unos son los componentes de las llamadas en base a la frecuencia en relación a las bandas: FM, CF y QCF y otros son los parámetros acústicos (nivel de presión sonora, duración, frecuencia absoluta, ancho de banda y estructura de los armónicos). Tanto los componentes como los parámetros y otros factores como la intensidad, la direccionalidad, el haz sonar son elementos de análisis de las llamadas para distintos fines según se desarrolla en esta monografía.

4.5. DISEÑO DE LLAMADAS

Los murciélagos muestran una diversidad considerable en el diseño de las llamadas. Existe, como ejemplos, gran variación respecto a la duración que va de 0,3 a 300 ms (Adams, 2013); hay también variación respecto al ancho de banda con llamadas de banda ancha por sobre los 170 kHz que luego bajan a 30 kHz dependiendo de la fase de llamada (Schmieder, 2010), y , adicionalmente, presentan diversos rangos de pulso según la actividad de forrajeo (Schnitzler y Kalko, 2001). Conforme avanzan los estudios a nivel de especies, se conoce más sobre la

variedad de las llamadas (Fenton, 2013). La variación puede ser inter-específica e intra-específica (Mora *et al.*, 2013). Los armónicos presentan alta variedad, con uno de ellos que es generalmente el más pronunciado y que sirve en muchos casos para la caracterización de familias (Jones y Teeling, 2006). Estos autores proponen una clasificación de llamadas de ocho categorías, sin que éstas sean representativas de todas las especies de las familias, como un esfuerzo compilatorio en relación a la diversidad de llamadas como ejemplo de radiación adaptativa. Las primeras dos categorías incluyen a las familias que no ecolocalizan. La primera abarca la mayoría de especies en la familia de Pteropódidos del Viejo Mundo. La segunda categoría se caracteriza por usar los “clicks de la lengua” cortos en banda ancha. El género *Rousettus* de la familia Pteropodidae usa esta singular manera de llamadas.

Las categorías tres y cuatro de la clasificación de Jones y Teeling (2006) son de banda corta (*narrow band*), una con un solo armónico fundamental (familias Vespertilionidae y Molossidae) y otra multi-armónica (familia Emballonuridae). Las categorías cinco y seis corresponden a llamadas cortas de banda ancha (*broadband*), una con un solo armónico fundamental y otra multi-armónica (familias Moormopidae y Vespertilionidae). La categoría siete de llamadas se caracterizan por llamadas largas, de banda ancha multi-armónica (familia Mysopodidae). El octavo tipo es la llamada frecuencia constante (familias Moormopidae y Noctilidae). Las familias son ejemplos en cada tipo de llamada pero no son exclusivas.

El diseño de las llamadas tiene relación con las tareas que deben cumplir los murciélagos. La información que puedan procesar a partir de los ecos, producto de las señales emitidas, tiene información sobre el entorno así como de las posibles presas (Schnitzler y Kalko, 2001; Schnitzler *et al.*, 2003). Así, los parámetros acústicos se ajustan en respuesta al ambiente. Durante el vuelo, tanto en las tareas

de forrajeo como el hábitat, con condicionantes sensoriales (ejemplo, follaje denso) son los principales determinantes de selección que influyen en el diseño de la llamada (Knornschild *et al.*, 2012). Influye también la morfología alar tanto en la posibilidad de hacer maniobras de vuelo en relación al ambiente, como en la velocidad del vuelo (Dietz *et al.*, 2009).

4.6. FLEXIBILIDAD EN EL DISEÑO DE LLAMADAS

La flexibilidad y la adaptabilidad de las llamadas de ecolocación residen en la facultad de ajustar y controlar los parámetros acústicos (Jakobsen *et al.*, 2013). Los murciélagos exhiben mucha variabilidad en sus hábitos de forrajeo y en los tipos de hábitat en el que deben desenvolverse para cazar, por ejemplo el cambio de hábitat entre un espacio abierto a uno más con más follaje (Schnitzler y Kalko, 2001). Las llamadas de búsqueda, las de aproximación y las llamadas terminales (revisadas más adelante) son un ejemplo tradicional de la flexibilidad de en las llamadas (Fenton, 2010). Otro ejemplo, especies del género *Myotis* muestran flexibilidad en sus llamadas de acuerdo con comportamientos de forrajeo combinando la cacería área volando en espacios despejados con comportamiento recogedor (*gleaning*) en espacios con follaje más denso. Así también, otra variable que influyen en el diseño de la llamada es la presencia de conspecíficos volando cerca. La superposición de llamadas entre especies de la misma frecuencia que vuelan cerca producen un efecto que se denomina “atascamiento” (*jamming*) (Feit *et al.*, 2014; Gillam *et al.*, 2010; Schnitzler *et al.*, 2003). Un ejemplo ocurre cuando dos murciélagos que emiten llamadas frecuencia modulada (FM) están volando en presencia de conspecíficos, la variabilidad de la frecuencia pico es más alta, que si vuelan solos

(Ratcliffe *et al.*, 2004). Al contrario, los murciélagos de llamadas de frecuencia constante (CF) no cambian significativamente sus frecuencias. Feit *et al.* (2014) llevaron adelante un experimento para determinar si habrían ajuste y flexibilidad en este tipo de murciélagos en el campo exponiendo a *Noctilio leporinus* a llamadas pregrabadas de conspecíficos que hagan juego con su frecuencia casi constante (QCF) y no obtuvieron resultados que demuestren ajustes.

A nivel intra específico hay flexibilidad si influye el dimorfismo sexual (Grilliot *et al.*, 2009) o si hay variación espacial, por ejemplo, entre colonias que forrajea en verano e hibernan en invierno (Veselka *et al.*, 2013). En correspondencia con los distintos tipos de tareas, la ecolocación muestra flexibilidad en el ajuste de las señales de sus llamadas (Fenton, 2013; Uebernickel *et al.*, 2013).

La flexibilidad en el diseño de llamadas es importante cuando se trata de evitar la sobre-posición entre señales y ecos (*forward-masking*) y entre ecos de la presa y otros tipos de ecos, por ejemplo los ecos de la vegetación del fondo (*backward masking*). La posibilidad de ajustar los parámetros acústicos (duración, intervalo de pulso, ancho de banda e intensidad) y así evitar el “enmascaramiento” (*masking*) (Brinkløv *et al.*, 2010; Feit *et al.*, 2014).

4.6.1. INTENSIDAD Y DIRECCIONALIDAD DE LA SEÑAL COMO PARÁMETRO DE FLEXIBILIDAD

Estas características de las señales son objeto de investigación reciente en ecolocación en comparación con el gran acervo y diversidad de estudios sobre análisis de frecuencia versus tiempo y, por ejemplo, las respectivas adaptaciones de estos parámetros según el tipo de hábitat (Fenton, 2013, Jakobsen *et al.*, 2013).

La importancia de la intensidad reside en que de ésta depende el alcance de las llamadas (Jakobsen *et al.*, 2013) y, por ende, la posibilidad de la detección de las presas en movimiento (Fenton, 2013). Así, la intensidad y la duración de la señal emitida en conjunto determinan qué tan lejos se puede ubicar un objeto mediante ecolocación (Jakobsen *et al.*, 2013). Se sabe que el alcance de las llamadas es limitado debido al efecto de atenuación (pérdida de la potencia al transitar en el aire) y la direccionalidad (Fenton, 2010). Brinkløv *et al.* (2010) hacen referencia a los pocos estudios sobre la importancia de la variación de la intensidad en las llamadas como adaptaciones en relación al hábitat. Su estudio presentó, por primera vez, la adaptación en la intensidad de las llamadas de *Macrophyllum macrophyllum* en distintos tipos de hábitats. Los investigadores registraron las diferencias en intensidad en tres sitios: uno abierto, uno semidenso y otro, un cuarto de vuelo. Un cuarto de vuelo consiste en una estructura artificial cerrada con material liviano que no refleje sonido que cuente con espacio suficiente para permitir que el murciélago pueda volar y emitir llamadas para la grabación. El objetivo principal es obtener varias secuencias de llamadas y grabaciones de alta calidad (Estrada Villegas *et al.*, 2013). El estudio concluyó que la intensidad es también un parámetro de variación importante que refleja la capacidad de adaptación de las llamadas de ecolocación según las restricciones del hábitat. Este método se emplea para tener grabaciones de calidad y varias secuencias. Otra de las conclusiones fue que las llamadas bajan la intensidad en hábitats de follaje más denso a diferencia de aquellos de espacio abierto. Estos estudios ayudan a determinar ciertas medidas relacionando los decibels SPL y el alcance para la dirección de la presa. Se utiliza la medida en dB siempre en relación a 10 cm como factor estándar de distancia al emisor (Jakobsen *et al.*, 2013) En este estudio en particular quedó establecido que para *M.*

macrophyllum este dato es 100-110 dB SPL.

Fenton (2013) resume que en una variedad de murciélagos neotropicales las llamadas de ecolocación varían en intensidad entre 125-140 dB SPL en base a los estudios de Surlykke y Kalko en 2008. Surlykke *et al.* (2013) realizaron un estudio más enfocado en direccionalidad en *Trachops cirrhosus* que arrojó otro dato complementario en esta discusión sobre intensidad. Esta especie, que se caracteriza por cazar anfibios en percha, registró baja intensidad en las llamadas de ecolocación como una adaptación al hábitat de follaje denso. Lo más importante de recalcar es que la variación en la intensidad es también otro de los parámetros que se ajustan y que permiten la flexibilidad de las llamadas. El concepto de intensidad esta interrelacionado con la direccionalidad.

La direccionalidad define el ángulo de atención, por lo tanto sirve como una especie de “filtro espacial” de la comunicación (Jakobsen y Surlykke, 2010). Jakobsen *et al.* (2013) argumentan las ventajas que le dan a los murciélagos las señales direccionadas versus las omnidireccionales (señales emitidas en todas las direcciones) y tiene que ver con la posibilidad de reducir el ruido, la simplificación de la localización de la presa y la posibilidad de emitir el sonido con más presión para una mayor precisión del objetivo.

Por otro lado, la forma del haz es el filtro espacial que determina que información se emite y a que información puede acceder el murciélago. Esta forma se define por el tamaño y la forma del emisor y frecuencia de la señal emitida. Así, a mayor tamaño o mayor frecuencia, se tiene un haz más direccionado al objetivo.

Jakobsen *et al.* (2013) enfatizan lo importante que es considerar todos los parámetros acústicos, no solo la frecuencia y tiempo (los comúnmente más usados en los estudios), para comprender la ecolocación en función de criterios de

adaptación a través de la evolución. La intensidad y la direccionalidad son dos de los parámetros que se han estudiado en más detalle en los últimos años.

4.6.2. CICLO DE TRABAJO (“DUTY CYCLE”)

El evitar que exista una sobre-posición de los ecos sobre las señales, y, que por lo tanto, el murciélago cuando las escuche no sea afectado en su propio aparato auditivo, es uno de los dilemas de la ecolocación. Esto es básicamente porque la señal emitida tiene, generalmente, una intensidad muy alta (Fenton, 2010). Existen dos estrategias en la ecolocación respecto a este problema y tienen que ver con las emisiones de la señal, los ecos producidos y el intervalo de tiempo entre éstos. La mayoría de los murciélagos, los llamados de ciclo bajo (*low-duty cycle*) o LDC separan a la señal emitida del eco, por medio de un intervalo de tiempo. Los murciélagos de ciclo alto (*high-duty cycle*) o HDC utilizan la compensación del efecto *Doppler* y separan a la señal y al eco, en frecuencia, usando la fóvea acústica descrita previamente. Esta estrategia permite al murciélago emitir y recibir la señal simultáneamente, por lo tanto, analizar los ecos al mismo tiempo. Dentro de la familia Mormoopidae, la especie *Pteronotus parnelli* en el Nuevo Mundo es la única que ha desarrollado este tipo de estrategia (Clare *et al.*, 2013; Fenton, 2010; Fenton *et al.*, 2012). Las llamadas HDC son de frecuencia constante CF y de larga duración. El hecho de que existan murciélagos HCD en el Nuevo y el Viejo Mundo ejemplifica la evolución convergente de esta característica con una posible relación en cuanto a restricciones por el ambiente.

4.7. LLAMADAS SOCIALES Y LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN

Los murciélagos presentan dos tipos de llamadas: las de ecolocación que sirven para la orientación y para la detección, clasificación y localización de la presa y también las llamadas sociales para interacciones de este tipo (Fenton, 2013; Voigt-Heucke *et al.*, 2010). Hasta hace poco se sugería que existía un gran potencial de comunicación en las llamadas de ecolocación sin ser explorado. Lo que se sabía es que existen características en las llamadas que codifican edad, identidad de la especie, pertenencia a la colonia, entre otros (Knornschild *et al.*, 2012). Knornschild *et al.* (2012) determinaron que las llamadas de ecolocación sí facilitan la comunicación social en algún nivel basados en un estudio en el que determinaron si las llamadas de ecolocación en *Saccopteryx bilineata* presentaban ‘firmas vocales’ y que si a través de estas firmas era posible la transferencia de información. En el estudio se determinó como machos libres (sin harem) podían discriminar entre machos y hembras conspecíficos. Si éstos escuchaban llamadas de ecolocación de otros machos, los machos libres respondían de manera agresiva y si escuchaban las llamadas de ecolocación de hembras realizaban vocalizaciones de cortejo. Así, este estudio resalta más el rol del comportamiento de “filtración de información” o “*eavesdropping*” y el rol pasivo de transferencia de información.

4.8. DETECCIÓN, LOCALIZACIÓN Y CLASIFICACIÓN

La ecolocación sirve a los murciélagos para tres tareas sensoriales primordiales: la detección, la clasificación y la localización de la presa (Fenton, 2013). En la **detección**, los murciélagos deben discernir si los ecos que reciben provienen de sus propias señales y pulsos o no. En la **localización**, los murciélagos determinan la posición del objetivo en base a dos tipos de información: 1) la distancia del objetivo midiendo el retraso del tiempo entre la señal emitida y el eco y

2) la dirección del objetivo usando señales del eco monoaurales (que describen ángulos verticales) y biaurales (referido a las señales percibidas por dos canales, en este caso dos oídos) que describen los ángulos horizontales) (Schnitzler y Kalko, 2001).

Para la **clasificación**, se utilizan las características medibles de los ecos y los patrones de modulación que dan información sobre qué tipo de objetivo es reflejado por los ecos, por ejemplo las alas en movimiento de un insecto (Denzinger y Schnitzler 2013; Schnitzler y Kalko 2001; Schnitzler *et al.*, 2003).

Es importante diferenciar las tareas de ecolocación como son la orientación espacial y el reconocimiento del tipo de ambiente, ésta última es la tarea que permite encontrar alimento (Denzinger y Schnitzler 2013; Schnitzler *et al.*, 2003).

Es importante también revisar la **orientación espacial** que se refiere a la posición de los murciélagos en relación al espacio; la orientación les permite distinguir los obstáculos y así evitar choques durante el vuelo. Por su parte, la **navegación** se refiere a la habilidad para buscar, aprender y retornar a sitios específicos. (Schnitzler *et al.*, 2003).

4.9. FASES DE LLAMADAS: COMPORTAMIENTO EN CACERÍA DE INSECTOS

Las llamadas funcionales, en este caso relacionadas a la cacería de una presa, constituyen una fuente de estudio e investigación constante y han sido descritas tradicionalmente en tres fases de secuencia, cada una con características específicas según la secuencia de los pulsos (Fenton, 2013).

Las llamadas de búsqueda (*search calls*), se refieren a aquellas en las que se detecta a la presa. Siguiendo la secuencia y, en función de la localización de la

presa, los murciélagos emiten las llamadas de aproximación (*approach calls*), para perseguirla. Por último y previo a la cacería, se emiten las llamadas de fase terminal o *buzz* de captura (*terminal phase*) (Kalko y Aguirre, 2007; Schnitzler y Kalko, 2001).

Las llamadas de búsqueda tienen generalmente una secuencia de repetición constante y sirven para la detección de obstáculos y de presas; las de aproximación generalmente presentan secuencias reducidas en tiempo entre pulsos para que cuando retorne el eco de la presa éste no interfiera entre emisión y eco de retorno. El *buzz* de captura consiste en muchas frecuencias de rango en secuencia cada vez más rápida (Schnitzler y Kalko, 1998). En algunas familias se registra otra llamada adicional denominada el *buzz* II, en el cual se baja un octavo del armónico principal y así se expande su campo de visión acústico o haz sonar, lo que permite mayor capacidad para no dejar escapar la presa microsegundos antes de capturarla, una adaptación más en la constante carrera predador-presa (Ratcliffe *et al.*, 2013). En el caso de la familia *Verperilionidae* se registran llamadas tipo *buzz* I y *buzz* II (Jakobsen y Surlykke, 2010).

Estas tres fases son una fuente constante de investigación por la diversidad de señales que se producen: desde FM (en las dos bandas: ancha y corta) hasta CF. Las duraciones son variables al igual que los armónicos (Fenton, 2013). El estudio de las fases, sobre todo la fase de búsqueda ya que se estima que los este tipo de llamada representa el 90% de las llamadas realizadas, y la estructura de las llamadas sirven para (1) la identificación de especies, géneros y familias y (2) la determinación del tipo de comportamiento de los murciélagos en relación al forrajeo y al hábitat.

4.10. FORRAJEО, HÁBITAT Y ECOLOCACIÓN

Schnitzler y Kalko (2001) presentan cómo los murciélagos insectívoros en el Neotrópico varían las estructuras de sus llamadas de ecolocación de acuerdo al tipo de hábitat que ocupan, es decir, donde forrajean.

La condición ecológica determinante para murciélagos forrajeadores tiene que ver con el hábitat y se refiere a la distancia entre el murciélago y el fondo de un espacio o entre el alimento y el fondo del espacio (Denzinger y Schnitzler, 2013; Schnitzler y Kalko, 2001). Esta condición impone la mayor restricción para los murciélagos cazadores y tienen relación con cuan saturado de ecos esté el ambiente en el que forrajean.

De acuerdo a esta condición se describe una clasificación funcional del tipo de murciélagos con características distintivas en su tipo de llamadas.

Así, los de espacios abiertos (arriba del dosel) en donde no hay sobresaturación de ecos por parte de la vegetación o de otros factores, los murciélagos emiten llamadas de frecuencias bajas, anchos de banda más pequeños, llamadas de más larga duración y pocos armónicos.

En los hábitats más saturados, dentro del bosque con mucha vegetación, con obstáculos de distintos tamaños, los murciélagos usan frecuencias más altas, anchos de banda más largos, llamadas de más corta duración y más armónicos. Los murciélagos tienen adaptaciones auditivas, por ejemplo adaptaciones para compensar el efecto *Doppler*.

En los bordes y claros, los murciélagos tienen, por un lado, la vegetación como obstáculo, pero por otro tienen espacio abierto. Las señales emitidas y los ecos son seguidos también por ecos del fondo. En este tipo de hábitat con fondo puede o no existir solapamiento de las señales emitidas y de los ecos. La estructura

de las llamadas es de frecuencia alta y corta con frecuencia moderada (FM) y frecuencia casi constante (QCF).

El uso de estos tres tipos de hábitat en relación a forrajeo constituye ya una forma de clasificación usada para estudios de ecolocación, identificación de especies y estudios de ensambles en bosques neotropicales (Barboza-Márquez, 2009; Barboza-Márquez *et al.*, 2013; Kalko y Aguirre, 2007).

Los estudios de ecolocación en base a análisis de llamadas sirven para comprender mejor y de manera funcional aspectos de ecología. Uno de los estudios revisado, enfocado en hábitat y tareas de ecolocación, es el de Barboza-Márquez *et al.* (2013) llevado a cabo en Barro Colorado, Panamá. El estudio buscaba determinar, de manera más general, la estructura de una comunidad de murciélagos en el sitio y, de manera más específica, determinar el ensamblaje de especies en cuatro micro hábitats seleccionados: los espacios alto y bajo de un espacio abierto y los espacios alto y bajo de un espacio de borde de bosque. El método usó dos variables registradas en los lugares de muestreo mediante monitoreo acústico de las llamadas: 1) el número registrado de “intento de alimentarse” determinado por los “zumbidos de alimentación de la fase terminal de la llamada o el *feeding buzz* y 2) el número de pases de los murciélagos (secuencia conteniendo al menos dos pulsos sucesivos). Se analizaron los datos y en base a correlaciones entre la mayor presencia y actividad de forrajeo en los cuatro micro hábitats con la identificación de cuáles eran esas especies (que pudo realizarse en la mayoría de los casos), se demostró la composición de especies de los cuatro micro hábitats según las diferencias encontradas, es decir, la ubicación de ciertas especies en micro hábitats específicos y esta relación con el tipo de forrajeo y el tipo de adaptación en las llamadas para el hábitat en el que forrajean. La composición de las llamadas de las

especies corroborará el tipo de llamadas y su correspondencia con el tipo de especie y hábitat. Así, las especies que prefieren espacios abiertos se caracterizan por llamadas de baja frecuencia, baja duración, combinación FM y QCF y pulsos de intervalo cortos versus las especies que prefieren el forrajeo en espacios de borde se producen llamadas de alta frecuencia, corta duración y comunicación entre FM y QCF. Este tipo de estudios aportan nuevos conocimientos sobre este tipo de murciélagos, que han sido poco estudiados en el pasado.

4.11. GREMIOS DE MURCIÉLAGOS: UN AVANCE EN LA CLASIFICACIÓN DE FORRAJEY Y CONDUCTA DE ECOLOCACIÓN

Denzinger y Schnitzler (2013) profundizan sobre el concepto de gremios y proponen la clasificación de la alta diversidad de comportamientos de forrajeo y ecolocación en siete gremios de murciélagos. Esta clasificación considera varios de los condicionantes que determinan el diseño de llamadas de ecolocación: el tipo de hábitat de forrajeo, la estrategia de forrajeo el tipo de presa (Schnitzler *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2014). La nueva clasificación incluye el gremio de los forrajeadores en espacios cerrados de murciélagos frugívoros y nectarívoros. La clasificación se basa en estudios de científicos como: Neuweiler (1990), Fenton (1995), y Schnitzler y Kalko (2001), revisados y ordenados por Schnitzler *et al.*, (2003).

Los gremios se refieren al concepto básico de que “los murciélagos que realizan las mismas tareas comparten adaptaciones similares” (Denzinger y Schnitzler, 2013).

Patterson *et al.* (2003) revisaron los conceptos relacionados a dos subconjuntos derivados del concepto de “comunidad”. Éstos son los ensamblajes y los gremios. Los ensamblajes se refieren a un subconjunto de la comunidad definida por condiciones de taxonomía. Los gremios, en cambio, se definen por características funcionales tipo hábitos de forrajeo y dieta.

Denzinger y Schnitzler (2013) utilizan dos tipos de elementos previamente descritos en la literatura revisada para hacer la clasificación. El primer elemento es el tipo de hábitat. Se describen tres tipos de espacio de bosque basado en Schnitzler y Kalko (2001): el espacio abierto, los bordes y el espacio cerrado. Cada uno de estos tipos de hábitat tienen sus características específicas de acuerdo al “*clutter*” revisadas anteriormente. El segundo elemento es el modo de forrajeo que utilizan los murciélagos. Son tres tipos: aéreo tipo halcón (*aerial-hawking bats*), pescador (*trawling bats*) y recogedores (*gleaning bats*). Introducen como un aporte nuevo a los murciélagos frugívoros, nectarívoros y los que comen polen en un gremio específico. La clasificación es la siguiente:

- Forrajeadores aéreos en espacio abierto
- Forrajeadores aéreos en espacio de borde
- Forrajeadores pescadores en espacio de borde
- Forrajeadores que detectan aleteo en espacio cerrado
- Forrajeadores recogedores pasivos en espacio cerrado
- Forrajeadores recogedores activos en espacio cerrado
- Forrajeadores activos/pasivos en espacio cerrado.

Para los forrajeadores aéreos de espacio abierto el desafío es la amplitud del espacio y no los ecos del fondo que podrían enmascarar los ecos de las presas.

Son llamadas de búsqueda son de duración larga (8 – 25 ms) y las señales son de banda corta (Denzinger y Schnitzler, 2013).

Los forrajadores aéreos de borde tienen un tipo de llamadas con componentes mezclados entre componentes de banda corta modulados, de intermedio duración (3 – 10 ms) y en alguna medida que son precedidos o seguidos por componentes de banda ancha FM. Si en el vuelo se acercan a obstáculos como bordes donde se percibe el fondo la estructura de las señales puede cambiar a señales de duración más corta y de mayor ancho de banda. Cambia la proporción señal:aleteo de 1:1 a 1:2. Éstas son características de las llamadas que buscan incrementar el grado de la localización. Las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae y Molosidae comprenden este tipos de forrajadores (Denzinger y Schnitzler, 2013).

Forrajadores pescadores en espacio de borde son murciélagos que vuelan sobre la superficie del agua. Las familias Vespertilionidae, Phyllostomidae y Noctilidae comprenden este tipo de forrajadores. En este gremio son notables varios tipos de flexibilidad de comportamiento, por ejemplo, en el estudio realizado por Uibernickel *et al.* (2013) sobre los comportamientos de pesca de la especie *Noctilio leporinus*, los investigadores determinaron como esta especie modifica su comportamiento de ecolocación en sus llamadas de acercamiento dependiendo del tipo de presa, ya sea ésta un insecto volando suavemente sobre la superficie del agua o presas pequeñas que emergen y se sumergen dentro del agua. Las llamadas, dependiendo del tipo de presa, mostraron variación en su fase de aproximación, con adaptabilidad de cambio en corto tiempo y dependiendo del tipo de señal presentada en el experimento controlado. Brinkløv *et al.* (2010) demostraron en experimentos relacionados a la medición y cambio de la intensidad

de la llamada que los cambios en intensidad permiten a *Macrophyllum macrophyllum* volar de espacios aéreos abiertos a espacios de borde con más follaje en la vegetación utilizando señales multi armónicas. Denzinger y Schnitzler (2013) incluyen en el trabajo a especies de *Myotis*, que producen una mezcla de señales con componentes modulados superficiales en la mitad de componentes más empujados en los vuelos de búsqueda. En las tres familias varía la intensidad respecto a la fuente.

Los forrajadores que detectan aleteo en espacio cerrado enfrentan el desafío de detectar el eco específico de su presa a pesar de muchos otros ecos de otros objetos en el fondo. Muchos estudios se enfocan en cómo la ecolocación se desarrolla en medio de los obstáculos. En la tarea de encontrar alimento, confluyen las señales emitidas por los murciélagos forrajadores, los ecos de las presas y los ecos de la vegetación o el suelo. El solapamiento de éstos se denomina el “problema de enmascaramiento” descrito por Schnitzler *et al.* (2003). Así, si la señal emitida se sobrepone con el eco de la presa, existe un efecto de enmascaramiento de avance (*forward-masking effect*). Si, por el contrario, los ecos del fondo son los que se superponen sobre el eco de la presa se da el efecto de enmascaramiento de retroceso (*backward-masking effect*) (Denzinger y Schnitzler, 2013; Geipel *et al.*, 2012; Schnitzler y Kalko, 2001; Schnitzler *et al.*, 2003). La adaptación que permite palear este obstáculo tiene que ver con la fóvea auditiva. Los ecos de las señales CF-FM largas en duración se modulan a el ritmo de las alas del insecto, o presa. Así, los murciélagos pueden discriminar entre los ecos modulados de la presa versus los ecos no modulados del fondo (Denzinger y Schnitzler, 2013).

En el gremio denominado forrajadores recogedores pasivos en espacio cerrado se agrupan los murciélagos que cazan presas en hábitats en donde no es

posible distinguir entre los ecos de la presa y los del fondo. Son otro tipo de señales de la presa que sirven para su identificación, generalmente sonidos propios, pero también señales visuales y de olfato (Geipel *et al.*, 2012). La ecolocación sirve para llegar al sitio donde está la presa y las señales con las que funcionan son cortas de la banda ancha con niveles de fuente bajos. Se los encuentra en las familias Phyllostomidae, Nycteridae, Vespertilionidae y Megadermatidae.

En el gremio correspondiente a forrajeadores recogedores activos en espacio cerrado se presenta nuevamente el dilema de los ecos del fondo. La única especie que entra en este gremio, hasta la fecha, es un filostómido, *Micronycteris microtis* (Denzinger y Schnitzler, 2013). A partir de un elegante experimento de comportamiento realizado por Geipel *et al.* (2012), -el primero registrado por la ciencia-, en una jaula de vuelo experimental, *M. microtis*, una especie de comportamiento recogedor, fue registrada cazando activamente usando ecolocación sin poder usar otras señales adicionales como el olfato y principalmente sonidos emitidos por la presa. Según los autores, *Micronycteris microtis* realizó llamadas para detectar, localizar y clasificar presas que no tenían movimiento y que eran silenciosas. Las presas fueron específicamente diseñadas para comprobar la hipótesis de que esta especie podía solamente usar la ecolocación para detectar, y sobre todo clasificar, sin tener otros elementos como las señales auditivas u olfatorias. Así, se demostró que esta especie tiene la particularidad de usar la ecolocación para forrajear presas que en follajes altamente densos. Así, esta especie accede a recursos que otras especies no. Las llamadas se caracterizan por ser de corto alcance y las señales son de corta duración (0,2 ms), con varios armónicos de baja amplitud, alta frecuencia y banda ancha.

Los forrajeadores recogedores activos/pasivos en espacio cerrado incluyen a los murciélagos nectarívoros y frugívoros. La única familia que tiene especies en este gremio es Phyllostomidae. Estos murciélagos combinan, para la ubicación de la fruta o el néctar, señales clásicas como el olor, y ecolocación en base a ecos característicos. Las señales son de alta frecuencia y las llamadas de búsqueda no tienen el *buzz* típico.

4.12. EVOLUCIÓN Y ECOLOCACIÓN

Los murciélagos se establecieron 52 millones de años atrás durante el Eoceno (Fenton y Ratcliffe, 2014). Simmons *et al.* (2008) describieron para la ciencia al fósil *Onychonycteris* que data del Eoceno temprano en base al descubrimiento realizado en Wyoming, Estados Unidos. La descripción del fósil lo coloca en la línea más basal de árbol filogenético y presenta algunas características muy importantes que sustentan la evolución de cambios morfológicos y funcionales como la capacidad de volar y la capacidad de trepar con sus garras, la presencia de membrana en la cola que posiblemente sirvió como superficie sustentadora del vuelo, entre otros. Simmons *et al.* (2008) sugieren, en base al análisis de la morfología de oído, que este fósil no tenía “habilidades de ecolocación”. Sin embargo, Fenton y Ratcliffe (2014) advierten que el fósil *Onychonycteris finneyi* estaba bastante “aplastado” y que es por esto que no se puede determinar si existía la conexión entre el estilohial y timpánico, prueba contundente de ecolocación. Así, se aborda el debate recurrente en ecolocación y que se refiere al origen y evolución de la ecolocación. La curiosidad científica más obvia y que está representada por tres escuelas de pensamiento plantea la pregunta respecto a que evolucionó

primero: ¿fue el vuelo y luego la ecolocación?, ¿fue primero la ecolocación antes que el vuelo? o ¿estos dos atributos evolucionaron juntos? (Fenton, 2010; Fenton y Ratcliffe, 2014; Jones y Teeling 2006). No existen respuestas conclusivas y este es un debate que continúa. Lo que sí es determinante es que la evolución de la ecolocación ha influenciado profundamente la diversificación de los murciélagos (Fenton *et al.*, 2012). Fenton (2010) hace un repaso exhaustivo de 25 características, incluyendo 12 relacionadas a ecolocación, que determinan la convergencia evolutiva de los murciélagos y cuáles de éstas se relacionan con rasgos ancestrales. Si bien el artículo se enfoca en comparar las convergencias en función de los cambios en la clasificación de murciélagos (los subórdenes de los megaquirópteros y microquirópteros versus yangoquirópteros y yingoquirópteros), la revisión determina que hay características de ecolocación que son rasgos ancestrales como la ecolocación desde la laringe, la conexión del hueso estilohial y hueso timpánico, la emisión oral de las llamadas de ecolocación y otras características que se presentan independiente en los dos subórdenes (llamadas de baja intensidad, ecolocación desde emisiones nasales, comportamiento de ciclo de trabajo alto).

4.13. MONITOREO ACÚSTICO

El monitoreo acústico estudia los cantos o llamadas emitidos por distintos animales como anfibios, aves, cetáceos, murciélagos e insectos. Este tipo de análisis podría complementar estudios de estimación de la distribución de especies, abundancias y biodiversidad, así como determinar dinámicas temporales y medir cambios fenológicos en respuesta a disturbios, el efecto del sonido antropogénico en

los animales, la estructura de señal patrones de propagación y dirección, redes sociales y comunicación (Adams, 2013; Blumstein *et al.*, 2011).

En el caso de los murciélagos, el monitoreo acústico permite, en base a grabaciones de las señales de las llamadas de ecolocación, estudiar varios aspectos de su historia natural. Es un método no invasivo capaz de grabar gran cantidad de datos con menos trabajo de campo, y además es replicable (Adams *et al.*, 2012; Rivera-Parra y Burneo, 2013).

En relación a los métodos, la identificación de especies va desde el análisis de grabaciones de campo, en base a parámetros seleccionados y en comparación de las estructuras de llamadas en los espectrogramas con bibliografía disponible hasta la aplicación de modelos estadísticos más complejos (Walters *et al.*, 2012).

En los últimos años, los estudios en campo, sobretodo de murciélagos insectívoros, en el Neotrópico han incrementado la combinación de los métodos tradicionales de colección de especies (captura de especímenes mediante redes de niebla y redes arpa) con monitoreos acústicos en los muestreos de campo. MacSwiney *et al.* (2008) enfatizaron la necesidad de combinar métodos a partir de un estudio de referencia en el que compararon la diversidad de un ensamble de murciélagos, en Yucatán, México, utilizando los dos métodos. Además de resaltar las utilidades prácticas del monitoreo acústico respecto a la reducción en tiempo, dinero y esfuerzos, el estudio recomendó enfáticamente esta combinación para mejorar la calidad de los muestreos y así incrementar el registro de especies en los inventarios. En varios estudios en diferentes países, la combinación de los métodos aportaron nuevos registros de distribución de familias de murciélagos anteriormente sub representadas Molossidae, Vespertilionidae Emballonuridae, Mormoopidae y Noctilionidae a diferencia de la familia Phyllostomidae que ha sido más estudiada

por ser la que se captura con mayor facilidad con redes de niebla dado sus hábitos de forrajeo en el sotobosque, o algunas especies de la familia Moormopidae que se capturan con redes arpa en cuevas (MacSwiney *et al.*, 2008; Orozco-Lugo *et al.*, 2013; Pech-Canche *et al.*, 2010; Rivera-Parra, 2011; Siles y Terán 2007). El estudio pionero en el Ecuador fue la tesis de licenciatura de Pamela Rivera-Parra realizada en 2011 y titulada “Caracterización de la fauna de quirópteros del Parque Nacional Yasuní en base a llamadas de ecolocación”. De este estudio y otros registros nace la primera biblioteca de llamadas de ecolocación del Ecuador (Rivera-Parra y Burneo, 2013). La biblioteca está disponible en línea: Mammalia Web Ecuador.

4.14. DETECTORES ACÚSTICOS

En las últimas décadas ha existido un gran desarrollo y avance en los métodos y sistemas de detección de murciélagos que constantemente se afinan por el avance de la tecnología. Existen muchos tipos de detectores acústicos, micrófonos de alta frecuencia y paquetes de software especializados usados para la interpretación de la información. Gran parte de la literatura se enfoca en técnicas, métodos, consejos y, sobre todo, en la discusión de ventajas y desventajas sobre qué tipo de detector de sonido utilizar, según distintos criterios.

El monitoreo acústico necesita varios componentes tecnológicos para lograr la captura, grabación y procesamiento de las llamadas. Primero están los detectores acústicos que son los equipos de grabación compuestos por micrófonos especializados con capacidad de almacenamiento y el análisis de las grabaciones

que permiten convertir las señales en espectrogramas, incluso, en algoritmos (revisado en Blumstein *et al.*, 2011) para el análisis de las llamadas.

De manera muy general, el sonido se captura por medio de un micrófono, se procesa por el detector y se registra como un archivo en la grabadora. Así, los detectores ultrasónicos permiten convertir las llamadas de alta frecuencia en señales eléctricas que luego son grabadas y almacenadas para su análisis (Adams, 2013). Esta conversión puede ser de varios tipos: heterodino, división de frecuencias y de tiempo expandido (Cortés-Calva, 2013; Estrada Villegas *et al.*, 2013; Lisón, 2011).

Adams *et al.* (2012) recomiendan tomar en cuenta que no existe un solo detector adecuado para todos los métodos e hipótesis de investigación, así como tampoco todos los detectores resultan apropiados para una pregunta específica. No todos los detectores de ultrasonidos mantienen íntegras las características de las llamadas de ecolocación de los murciélagos y esto depende de muchos factores relacionados con las señales de las llamadas, el ambiente y el equipo (Lisón, 2011). Existen tres tipos de variaciones a tomar en cuenta y las resume Adams (2013): 1) las variaciones propias de las llamadas de los murciélagos, por ejemplo, las variaciones relacionadas a hábitat y forrajeo estudiadas por Schnitzler y Kalko (2001), la variaciones intra-específica, entre otras; 2) las variaciones por los equipos y, 3) la variabilidad por la atenuación de la atmósfera, es decir, si la intensidad de la señal es baja, pero la frecuencia es alta ésta puede sufrir efectos de la atenuación de la atmósfera, por lo tanto puede ser menos detectada y al, contrario, si la señal es de baja frecuencia pero de mayor intensidad, éstas pueden detectarse más por lo que ya existe cierta parcialidad hacia ciertas especies -unas serán detectadas y otras no (Adams, 2013).

Adicionalmente, Adams *et al.* (2012) mencionan tres características clave en

un detector de murciélagos: 1) la calidad del micrófono, 2) la proporción del muestreo relacionado a rango de frecuencias y, 3) la tecnología de grabación y conversión que determinará la habilidad para detectar murciélagos. En el experimento realizado por los autores, se compararon cinco detectores acústicos de alta velocidad de última generación, con énfasis en los micrófonos, en base a llamadas de ecolocación de una especie de murciélago de libre vuelo y llamadas sintéticas (diseñadas a distintas frecuencias, ángulos y distancias). El estudio prueba que existe una alta variabilidad en la eficacia de detección de señal, sobre todo en relación a la sensibilidad de la frecuencia, entre distintos sistemas de detectores acústicos. Por lo tanto, advierten del riesgo si se comparan datos colectados entre diferentes sistemas de detección. Lo más evidente es que otro factor de variación que tienen que tomarse en cuenta en el diseño de estudios es el tipo de detector que se usa.

4.14.1. MECANISMOS DE CONVERSIÓN DE ULTRASONIDOS

La conversión auditiva de las señales ultrasónicas es de tres tipos: heterodino, de tiempo expandido y división de frecuencias (Adams, 2013; Cortés-Calva, 2013; Estrada-Villegas *et al.*, 2013; Lisón, 2011). Las características y diferencias de los tres son básicamente las mismas en los artículos revisados. Un artículo de referencia importante en este aspecto es denominado de “Detectando, grabando y analizando las vocalizaciones de murciélagos” escrito por Parsons y Szewczak y publicado en 2009 ya que todo lo revisado se remite a las recomendaciones de estos autores. Parsons y Szewczak (2009) explican cómo se transforma las señales ultrasónicas que básicamente consiste en reducir la frecuencia de la señal *antes* de la grabación y el análisis. El tipo heterodino

(*heterodyne*) permite monitorear frecuencias de banda angosta en tiempo real. El mecanismo de funcionamiento para la “reducción” de la frecuencia funciona así: el sistema recibe una señal en una frecuencia específica que se combina con una frecuencia producida por el mismo sistema y que a su vez producen dos nuevas señales con frecuencias “mezcladas”. Así se produce una diferencia entre las dos señales en tiempo real que finalmente permite obtener una señal que es la que se usa. El tipo de división de frecuencias (*frequency division*) reduce las frecuencias “dividiendo” el número de ciclos que contiene para un factor predeterminado, generalmente de 10 ciclos. Opera en tiempo real al igual que el tipo heterodino, aunque permite monitorear frecuencias de banda ancha, por lo tanto, se pueden monitorear más especies de murciélagos al mismo tiempo. Este tipo transforma el armónico más intenso, porque no contiene otros parámetros importantes para la identificación de especies. El tipo de tiempo expandido (*time expanded*) ralentiza las señales ultrasónicas haciendo uso de la relación inversa entre tiempo y frecuencia. Se incrementa el tiempo de la duración y así se reduce la frecuencia sin alterar el número de olas de la frecuencia. Al igual que el tipo de división de frecuencias, éste también permite monitorear señales de banda ancha. Estrada-Villegas *et al.* (2013) presentan una tabla de ventajas y desventajas de los tres tipos de conversión de señales ultrasónicas. La ventaja más relevante respecto al tipo heterodino es que es el mecanismo más económico. Sin embargo, la principal desventaja es que no permite un análisis posterior de las grabaciones y se pierde parte de la estructura de la llamada. El tipo división de frecuencias presenta como ventaja que si se puede analizar las grabaciones después de realizarlas. La desventaja para este tipo es que si las llamadas son muy cortas se pueden reducir y así no contener información útil. El tipo de tiempo expandido presenta como ventaja que la señal, después de la

conversión, se mantiene igual. La desventaja principal es que la conversión no se realiza en tiempo real, por lo que se dificulta realizar muestreos de manera continua. Si bien los estudios usan los tres mecanismos, existe concordancia de que el mecanismo de tiempo expandido es el mejor para determinar más detalles de los parámetros acústicos de las llamadas de ecolocación (Collen, 2012). La grabación directa de las señales ultrasónicas, sin que se transformen antes es una opción también que se está desarrollando en tanto avanza la tecnología para el almacenamiento (Estrada-Villegas *et al.*, 2013).

4.14.2. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE LLAMADAS

Parsons y Szewczak (2009) presentan los dos dominios de información que contienen las llamadas: el dominio del tiempo o información temporal y el dominio de la frecuencia o información espectral. La información temporal se refiere a la duración de la llamada y a los intervalos de tiempo entre llamadas y se mide visualiza en el oscilograma.

El dominio de la frecuencia se visualiza y se mide en los espectrogramas o en espectros de poder. Éste último permite calcular la intensidad de la señal sobre su rango de frecuencia (Parsons y Szewczak, 2009). A partir del análisis Fourier (*fast Fourier transformation*) se obtienen tanto los espectros de poder como los espectrogramas que visualizan información de frecuencia, amplitud y duración. El análisis es menos rápido debido a que el cálculo de frecuencia se realiza en base a promedios de “bloques de datos” y se incluyen también los armónicos. El análisis

Fourier es el método más común usado para señales en tiempo real y para expansión de tiempo (Adams, 2013).

El método de cruces cero se utiliza para analizar las señales de división de frecuencia. Es más sencillo y rápido. Sus desventajas tienen que ver con las mismas que la división de frecuencias: se pierde información de la intensidad y del armónico (Adams, 2013).

Así como en la conversión de ultrasonidos, hay mucho debate sobre cuál funciona mejor y bajo qué circunstancias (Adams, 2013).

4.15. BIBLIOTECAS DE LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN

La compilación de archivos digitales de llamadas de ecolocación conforman las llamadas bibliotecas de llamadas, si se clasifican de una manera adecuada (Waters y Gannon, 2004). Para la clasificación se recurre a selección de parámetros sobre la estructura de las llamadas y éstas son objeto de debate. Parsons y Szewczak (2009) advierten sobre las bibliotecas que consisten en llamadas basadas en grabaciones realizadas a corta distancia ya que éstas no representan el “repertorio de la mayoría de especies”. También aconsejan ensamblar las bibliotecas en base a llamadas de búsqueda ya que representan las variedad de llamadas más consistente, las que más se obtienen de las grabaciones de campo y son más representativas de las especies. Clement *et al.* (2014) hacen énfasis en que la colección y grabación de las llamadas tiene que ser rigurosa debido a que éstas son la base para la aplicación de métodos estadísticos posteriores para la identificación

de especies. Si la base de llamadas no está bien seleccionada, se afectarían y sesgarían los resultados posteriores. Si el proceso de selección no se hace en base a una selección manual de llamadas, los autores recomiendan el uso de “filtros” (algoritmos que seleccionan qué llamadas y qué parámetros medir). Estos filtros, en mayor o menor grado adaptables, se incorporan a los paquetes de *software*. Si los filtros presentan diferencias, la selección y análisis de llamadas serán diferentes lo que llevaría a que el sistema automatizado de reconocimiento carezca de confiabilidad. Es así que la selección de filtros se convierte en un factor muy importante a la hora de construir las bibliotecas.

“*EchoBank*” es una base de datos en formato MS Access de grabaciones y metadatos desarrollada por Allana Collen en 2012 para su disertación de doctorado alimentada por grabaciones proporcionadas por colaboradores en todo el mundo, grabaciones propias de la autora y grabaciones tomadas de bases de datos científicas (Collen, 2012). Las grabaciones fueron procesadas con una lista amplia de parámetros acústicos (75) con el programa *Sonobat* v3. En base a este doble chequeo las grabaciones fueron aceptadas o desechadas según un patrón de estandarización. Las grabaciones fueron asignadas a las especies según la autoridad taxonómica. El resultado fue una base de datos de más de 50 000 grabaciones de llamadas de 410 especies de las 19 familias del Orden Chiroptera.

Existe mucho entusiasmo en relación al desarrollo de herramientas que permitan la estandarización de sistemas de identificación automatizada de especies (Frick, 2013; Jones *et al.*, 2013, Walters *et al.*, 2012). Frick (2013) apunta que se requieren dos pasos para lograrlo: 1) que se pueda reconocer la llamada del ruido del fondo y que se puedan reconocer los parámetros acústicos de interés para la identificación y 2) usando los parámetros de medida en un análisis de variables

múltiples para clasificar una llamada de acuerdo a una especie.

Existen ejemplos de Europa y de América del Norte de desarrollo de herramientas. El desarrollo de la herramienta de clasificación denominada “*iBatsID*” es un referente significativo. Esta herramienta permite la identificación de 34 de 45 especies de murciélagos de Europa mediante un programa desarrollado en base a redes neuronales artificiales (ANN, por sus siglas en inglés: *Artificial Neural Networks*). Se destaca que es, además, una herramienta de libre acceso. La herramienta se construyó de la siguiente manera: se seleccionaron un número de llamadas de búsqueda a partir de la biblioteca de llamadas de amplio espectro “*EchoBank*”, luego se determinaron 24 parámetros generales de llamadas y de éstos, 12 más específicos, para “entrenar una jerarquía de ensambles de redes neurales artificiales” y así elaborar, “clasificadores” (Walters *et al.*, 2012). La herramienta puede ser accedida en: <https://sites.google.com/site/ibatsresources/iBatsID>

Frick (2013), a su vez, analiza dos programas de software en Norteamérica. Uno es el *software Sonobat v3* que ya tiene incorporado filtros para la identificación de llamadas de especies de murciélagos de Estados Unidos y Canadá. Por otro lado, la compañía “*Wildlife Acustics*” ya lanzó un programa de identificación de especies denominado “*Kaleidoscope Pro*” que incluye clasificadores para especies de América del Norte, Latinoamérica y el Reino Unido y una biblioteca de llamadas “virtual”.

4.16. ECOLOCACIÓN Y CONSERVACIÓN DE MURCIÉLAGOS

El monitoreo de murciélagos es de alta prioridad dado su rol clave en los ecosistemas (como predadores nocturnos de insectos, polinizadores, dispersores de semillas, entre otros servicios ambientales) y su sensibilidad a cambios antropogénicos como la destrucción del hábitat y el cambio climático (Jones *et al.*, 2009).

Se mencionan varios aspectos interrelacionados. El primero tiene que ver con el uso de los murciélagos como bioindicadores. Jones (2012) argumenta sobre sus ventajas: para que una especie sea un buen indicador debe tener un amplio rango de exposición a los factores “estresantes” (por ejemplo, los cambios de temperatura o pérdida de hábitat y fragmentación), debe también proveer de servicios ambientales, y debe mostrar cómo le afectan a las comunidades y ensamblajes los efectos antropogénicos. Dada la distribución global y la variedad de hábitats y los roles que cumplen, los murciélagos son “candidatos ideales” como bioindicadores. (Jones *et al.*, 2009; Jones, 2012). El segundo aspecto tiene que ver con la necesidad, como menciona Willig (2012) de constituir una red global para la conservación de murciélagos con los desafíos que esto significa en términos de recursos, voluntades y estandarización de métodos. El tercer aspecto se relaciona a monitoreos específicos, por ejemplo, de amenazas. Las dos amenazas más importantes de los últimos años son el avance de más parques de energía eólica y el síndrome de la nariz blanca, un hongo que está diezmando las poblaciones de murciélagos en Norte América (Fenton y Ratcliffe, 2014; Frick, 2012). Otros ejemplos incluyen el uso de modelamientos espaciales para determinar los efectos del cambio climático o la relación entre tóxicos y murciélagos.

¿Cómo se relacionan estos desafíos con la ecolocación? La respuesta evidente es la posibilidad del monitoreo acústico de ecolocación, como método para estudiar y valorar distintos aspectos de conservación.

Por ejemplo, Lou *et al.* (2012) realizaron un estudio que modela la relación de las subidas de temperatura debido al cambio climático, su relación con frecuencias de ecolocación y su afectación en la eficiencia del forrajeo. Esta relación estaría determinada por la conexión entre la afectación de la subida de temperatura y la atenuación atmosférica, factor que determina la máxima distancia a la que los murciélagos pueden detectar las presas. Si las temperaturas altas alteran la atenuación, habría una posibilidad de alterar las frecuencias, por lo tanto las señales.

Otro ejemplo con mayor detalle es el de Bunkley *et al.* (2014) quienes realizaron un interesante estudio en base a la comparación de llamadas de ecolocación para medir el impacto del ruido producido en infraestructura a gran escala, específicamente en estaciones de compresión en sitios de extracción de gas natural. Se comparó el nivel de actividad de los murciélagos de los ensamblajes cerca de las estaciones con un control y se determinó que la especie *Tadarida brasiliensis* reducía su actividad notablemente en relación a otras especies que no presentaban reducción. Otro dato relacionado fue que las especies que emitían baja frecuencia (>35 kHz) redujeron su actividad en general en relación a las especies de alta frecuencia.

El monitoreo acústico de murciélagos con fines de conservación presenta un desafío en relación a la estandarización de los protocolos, el manejo de datos y el análisis de llamadas de ecolocación (Jones *et al.*, 2013). Mucho énfasis se pone en la necesidad y, al mismo tiempo, en la dificultad de un sistema estandarizado de

ecolocación para lograr un monitoreo de mejor calidad.

5. CONCLUSIONES

La presente revisión de varios aspectos de la ecolocación se realizó en base a la bibliografía más reciente publicada en artículos científicos. La atención que la ciencia le ha dedicado a la ecolocación es inmensa y se refleja en la cantidad abrumadora de artículos sobre el tema. Algunas conclusiones de la revisión son las siguientes:

- Varios estudios exponen la gran capacidad de los murciélagos de hacer flexibles sus llamadas en relación con su nicho ecológico y hábitat.

- Hay un campo de investigación sumamente específico en analizar distintos tipos de parámetros acústicos. Los últimos estudios ponen énfasis en el haz sonar, la intensidad y la direccionalidad. Estos son estudios incipientes, de gran complejidad y que aportan en un nivel más específico a profundizar en los aspectos más técnicos del sonido de las señales en ecolocación. En alguna medida, este tipo de estudios especializados realizados en laboratorios de investigación con trayectoria, equipamiento y personal altamente calificado son un aporte en la medida que estos avances puedan ser traducidos en metodologías de campo adaptables, simples para su uso en mayor escala.

- Se presentan los disensos respecto a los estudios de filogenia y evolución sobre ecolocación, como es común en este campo. Continuará siendo un desafío importante para los biólogos que estudian la evolución entender la ecolocación y el desarrollo de este rasgo ancestral.

- La investigación para la identificación de especies de murciélagos en base a llamadas de ecolocación es algo relativamente nuevo en el país, por esto son muy relevantes para el Ecuador los estudios pioneros de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador que han realizado Rivera-Parra (2011) y Vallejo (2014) bajo la dirección de Santiago Burneo. Estos científicos han pavimentado el camino para que el estudio de ecolocación avance y se vuelva más utilizado. La primera biblioteca de llamadas es un aporte importante. Ya no es posible dejar de usar el monitoreo acústico como parte de los experimentos. Queda la tarea de formar más científicos en este campo y en este tema específico, de ampliar y perfeccionar la biblioteca de llamadas desarrollada por Rivera-Parra y Burneo (2013). La posibilidad de estudiar ecolocación en relación a los hábitos de forrajeo en distintos hábitats en nuestro país es enorme. El sofisticado estudio de Vallejo (2014), sobre murciélagos nectarívoros y llamadas de ecolocación, nos da una pista clave de todo lo que pudiera estudiarse en el futuro.

- La clasificación de los gremios de murciélagos del artículo de Schnitzler y Denzinger (2013) aporta con un marco para posibles nuevos estudios en varios ecosistemas de nuestro país.

- En el Estado ecuatoriano actualmente hay una voluntad política en relación al aumento e incentivo para inversión en ciencia y tecnología en tanto se aspira a cambiar la matriz productiva. El objetivo propuesto es pasar de tener una economía basada en recursos primarios “agotables”, como el petróleo, a ser una economía

basada en “el talento humano”, o una economía “inagotable”. Existe una inversión muy importante en nuevas universidades, incluyendo la Universidad Ikiam en la Amazonia. Debería ser plausible establecer relaciones de cooperación entre lo nuevo, las iniciativas del Estado y lo que está en marcha, por ejemplo la Escuela de Ciencias Biológicas de la PUCE y así ubicar los recursos e incentivos en esfuerzos como los desarrollados por el Programa Para la Conservación de Murciélagos del Ecuador (PCME) y los investigadores ecuatorianos Burneo, Rivera-Parra y Vallejo en el campo de la ecolocación, y por supuesto, en otros campos.

- Al mismo tiempo, y debido a la imperiosa necesidad de acciones e investigación para la conservación, queda el desafío de cómo la investigación que se ha iniciado y se está haciendo en el Ecuador puede ser parte de los esfuerzos regionales e incluso globales de monitoreo de murciélagos.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, A., Jantzen, M. K., Hamilton, R. H. y Fenton, M.B. 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods en Ecology and Evolution*, 3:992-998.
- Adams, A., 2013. **Assessing and analyzing bat activity with acoustic monitoring: challenges and interpretations**. Disertación de Doctorado, The University of Western Ontario, Ontario, Canadá.
- Aguirre, L.F. 2007. (Ed.) **Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia**. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Barboza-Marquéz K. 2009. **Estructura de la comunidad de murciélagos insectívoros aéreos en zonas externas del Monumento Barro Colorado, Panamá**. Tesis de Maestría, Universidad Central del Ecuador, Universidad Internacional Menéndez Pelayo, Quito, Ecuador.
- Barboza-Marquez K., Aguirre, L., Pérez-Zubieta, J., Kalko., E.K.V. 2013. Habitat use by aerial insectivorous bat in shoreline areas of Barro Colorado Nature Monument, Panama. *Chiroptera Neotropical*, 19(3):44-56.
- Brinkløv, S., Kalko, E.K.V.y Surlykke, A. 2010. Dynamic adjustment of biosonar intensity to habitat clutter in the bat *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64:1867-1874.
- Blumstein, D., Mennill, D., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Jill L., Deppe, J., Krakauer, A., Clark, C., Cortopassi, K., Hanser, S., McCowan, B., Ali, A y Kirschel, A. 2011. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48:758–767.
- Brigham, R.M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S., y Limpens J.G. 2004. **Bat echolocation research: tools, techniques and analysis**. Bat Conservation International. Austin, Texas.
- Bunkley, J., McClure, C., Kleist, N., et al. 2014. Anthropogenic noise alters bat activity levels and echolocation calls. *Global Ecology and Conservation*, 3:62-71.
- Clare, E., Adams, A., Maya-Simões, A., Eger, J., Hebert, P., y Fenton, M.B. 2013. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*, *BMC Evolutionary Biology*, 13(26):1-18.
- Clement, M., Murray, K., Solick, D., y Gruver, J., 2014. The effect of call libraries and acoustic filters on the identification of bat echolocation. *Ecology and Evolution*, 4(17): 3482– 3493.
- Collen, A. 2012. **The evolution of echolocation**. Disertación de Doctorado, University College London, London, UK.
- Cortés-Calva, P. 2013. Ecolocalización (una visión a los quirópteros). *Therya*, 4(1):9-14.

- Denzinger, A y Schnitzler H.U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. **Frontiers in Physiology**, 4(164):1-15.
- Dietz, C., von Helversen, O., Nill. D. 2009. **Bats of Britain, Europe and northwest Africa**. A y C Black, London.
- Elemans, C. P. H., Mead, A. F., Jakobsen, L. y Ratcliffe, J. M. 2011. Superfast muscles set maximum call rate in echolocating bats. **Science**, 333:1885-1888.
- Estrada-Villegas, S., Rodriguez, R. y Barboza, K. 2013. Ecolocación: fundamentos, usos y equipos. (Disponible en: <http://www.relcomlatinoamerica.net/indez.php/bioacustica>; 15, enero, 2015).
- Feit, B., Uebernickel, K., Tschapka, M., Kalko, E.K.V. 2014. The potential function of individual signal frequency for masking avoidance in the greater bulldog bat *Noctilio leporinus* **Chiroptera Neotropical**, 19(3): 71-79.
- Fenton, M.B. 1995. **Natural history and biosonar signals**. En: Hearing by Bats Popper, A.N. y Fay, R.R., (eds) Springer-Verlag, pp. 37–86.
- Fenton, M.B. 2004. **Reporting: essential information and analysis**. En: Brigham, M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S., and Limpens, H.J.G.A. (eds), Bat Echolocation Research: Tools, Techniques and Analysis. Bat Conservation International, Austin, TX, pp. 133-140.
- Fenton, M.B. 2010. Convergences in the diversification of bats. **Current Zoology**, 56(4): 454-468.
- Fenton, M.B. 2013. Questions, ideas and tools: Lessons from bat echolocation. **Animal Behaviour**, 85:869-879.
- Fenton, M.B. y Ratcliffe, J. 2014. Bats. **Current Biology**, 20(24):1060-1062.
- Fenton, M. B., Faure, P. A. y Ratcliffe, J. R. 2012. Evolution of high duty cycle echolocation in bats. **Journal of Experimental Biology**, 215:2935-2944.
- Frick, W., 2012. Monitoring bats in caves and mines: the impact of white-nose syndrome on hibernating bats. En: Flaquer, C. y Puig-Montserrat, X (Eds). **Proceedings of the International Symposium on the Importance of Bats as Bioindicators**. Museum of Natural Sciences Edicions, Granollers, Catalonia.
- Frick, W., 2013. Acoustic monitoring of bats, considerations of options for long-term monitoring. **Therya**, 4(1):69-78.
- Geipel, I., Jung, K., y Kalko, E.K.V. 2012. Perception of silent and motionless prey on vegetation by echolocation in the gleaning bat *Micronycteris microtis*. **Proceedings of The Royal Society**, 280:1-7.
- Gillam, E.H., Hristov, N., Kunz, T., y McCracken, G. 2010. Echolocation behavior of Brazilian free-tailed bats during dense emergence flights. **Journal of Mammalogy**, 91(4):967-997.
- Griffin, D.R. 1958. **Listening in the Dark**. Yale University Press, New Haven CT, Estados Unidos.
- Grilliot, M.E., Burnett, S.C., and Mendonça, M.T. 2009. Sexual dimorphism in big brown bat (*Eptesicus fuscus*) ultrasonic vocalizations is context dependent. **Journal of Mammalogy**, 90(1): 203–209.

- Jakobsen, L., y Surlykke, A. 2010. Vespertilionid bats control the width of their biosonar sound beam dynamically during prey pursuit. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 107(31):13930-13935.
- Jakobsen, L., Brinkløv, S., y Surlykke, A. 2013. Intensity and directionality of bat echolocation signals. **Frontiers in Physiology**, 4(89):1-9.
- Jones, G., 2012. What bioindicators are and why they are important. En: Flaquer, C. y Puig-Montserrat, X (Eds). **Proceedings of the International Symposium on the Importance of Bats as Bioindicators**. Museum of Natural Sciences Edicions, Granollers, Catalonia.
- Jones, G. y Teeling E. 2006. The evolution of echolocation in bats. **Trends in Ecology and Evolution**, 21(3):149-156.
- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., y Racey, P.A. 2009. *Carpe noctem*: the importance of bats as bioindicators. **Endangered Species Research**, 8:93–115.
- Jones, K., Russ, J., Bashta, A., Bilhari, Z., Catto, C., Csosz, I., Gorbachev, A., Gyorf, P., Hughes, A., Ivashkiv, I., Koryagina, N., Kurali, A., Langton, S., Collen, A., Margiean, Ivan Pandourski, G., Parsons, S., Prokofev, I., Szodoray-Paradi, A., Szodoray-Paradi, F., Tilova, E., Walters, C.L., Weatherill, A., y Zavarzin, O. 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats. **Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action**. First Edition. (eds) Ben Collen, Nathalie Pettorelli, Jonathan E.M. Baillie and Sarah M. Durant. John Wiley e hijos. Ltd.
- Jung, K., Molinari, J., Kalko, E K.V. 2014. Driving Factors for the Evolution of Species-Specific Echolocation Call Design in New World Free-Tailed Bats (Molossidae). **Plos One**, 9(1): 85279.
- Kalko, E.K.V. 1997. **Diversity in tropical bats**. pp. 13-43. En: Ulrich, H. (ed.). Tropical biodiversity and systematics. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König.
- Kalko, E.K.V. y Aguirre, L.F. 2007. **Comportamiento de ecolocación para la identificación de especies y evaluación de la estructura de las comunidades de murciélagos insectívoros en Bolivia**. Pp. 41-53. En: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Knornschild, M., Jung, K., Nagy, M., Metz, M., y Kalko, E.K.V. 2012. Bat echolocation calls facilitate social communication. **Proceedings of The Royal Society**, 279:4827-4835.
- Lisón, F. 2011. **Clave de identificación de las llamadas de ecolocación de los murciélagos de la Península Ibérica**. Versión electrónica 1.0. URL <<http://quiromur.blogspot.com/p/publicaciones.html>>
- Lou, J., Koselj, K., Siemers, B.M., Goerlitz, H.R. 2012. Functional Impacts of Global Warming on the prey detection ability of echolocating bats. En: Flaquer, C. y Puig-Montserrat, X (eds). **Proceedings of the International Symposium on the**

Importance of Bats as Bioindicators. Museum of Natural Sciences Edicions, Granollers, Catalonia.

- MacSwiney, M. G., F. M. Clarke, y P. A. Racey. 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. **Journal of Applied Ecology**, 45:1364-1371.
- Mora, E., Macías, S., Hechavarría, J., Vater, M., y Kossel, M., 2013. Evolution of the heteroharmonic strategy for target-range computation in the echolocation of Mormoopidae. **Frontiers in Physiology**, 4(141):1-13.
- Moss, C. F., y Surlykke, A. 2001. Auditory scene analysis by echolocation in bats. **Journal of Acoustic Society of America**, 110(4):2207–2226.
- Moss, C. F., y Surlykke, A. 2010. Probing the natural scene in bats. **Frontiers in Behavioral Neuroscience**, 4(36): 1-16.
- Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. **Physiological Reviews**, 70(3):615–641.
- Orozco-Lugo, L., Guillén-Servent, A., Valenzuela-Galván, D et al. 2013. Descripción de los pulsos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros aéreos de una selva baja caducifolia en Morelos, México. **Therya**, 4(1):33-46.
- Parsons, S. y Szewczak, J.M. 2009. **Detecting, recording, and analyzing the vocalizations of bats.** En: Kunz, T.H. y Parsons, S. (eds), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Johns Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 99-111.
- Patterson, B., Willig, M., y Stevens, R. 2003. **Trophic Strategies, Niche Partitioning, and Patterns of Ecological Organization.** En: Kunz, T.H y Fenton, M.B. (eds), Bat Ecology. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 536-579.
- Pech-Canche, J., MacSwiney, C., y Estrella, E. 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales. **Therya**, 1(3)221:228.
- Pollak, GD. 2010. **Bat neuroethology.** En: Breed MD, Moore J.(eds). Encyclopedia of Animal Behavior, Vol. 1. Oxford Academic Press. p. 150–76.
- Ratcliffe J.M., Hofstede H.M., Avila-Flores R., Fenton M.B., McCracken G.F., Biscardi S., Blasko J., Gillam E., Orprecio J. y Spanjer G. 2004. Conspecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. **Canadian Journal of Zoology**, 82(6): 966-971.
- Ratcliffe, J.M., Elemans, C. P., Jakobsen, L. y Surlykke, A. 2013. How the bat got its buzz. **Royal Society Publishing**, Biology Letters 9(2):1-4.
- Rivera-Parra, P. 2011. **Caracterización de la fauna de los quirópteros del Parque Nacional Yasuní en base a llamadas de ecolocalización.** Disertación de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Rivera-Parra, P. y Burneo, S. 2013. Primera biblioteca de llamadas de ecolocalización de murciélagos del Ecuador. **Therya**, 4(1):79-88

- Schmieder, D., Kingston, T., Hashim, R., y Bjorn M. Siemers. 2010. Breaking the trade-off: rainforest bats maximize bandwidth and repetition rate of echolocation calls as they approach prey. **Animal Behaviour**, Biology Letters. 6:604-609.
- Schnitzler, H-U, Moss, C. y Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. **Trends in Ecology and Evolution**, 18(8):386-394.
- Schnitzler, H-U. y Kalko, E.K.V., 2001. Echolocation by insect-eating bats. **BioScience**, 51:557–569.
- Siles, L., y Terán, M., 2007. **Aplicación del sistema de detección acústica AnaBat en Bolivia**. p. 142- 151. In: L.F. Aguirre (ed.). Historia natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Simmons, N.B. 2005. **Order Chiroptera**. En: Wilson DE, Reeder DM (eds.) Mammal species of the world, Vol 1, 3rd edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, pp. 312–529.
- Simmons, N.B., Seymour, K.L., Habersetzer, J. y Gunnell, G.F. 2008. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. **Nature**, 451:818- 821.
- Solari, S. y Martinez-Arias, V. 2014. Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia:Chiroptera). **Therya**, 5(1): 176-196.
- Suga, N. 1990. Biosonar and neural computation in bats. **Scientific American**, 262:60–68.
- Surlykke, A., y Kalko, E.K.V. 2008. Echolocating bats cry out loud to detect their prey. **Plos One**, 3:2036.
- Surlykke, A., Jakobsen, L., Kalko, E.K.V. y Page, R., 2013 Echolocation intensity and directionality of perching and flying fringe-lipped bats, *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). **Frontiers in Physiology**, 4(143):1-9.
- Tirira, D. G. 2014. **Lista actualizada de especies de mamíferos en el Ecuador. Versión 2014.2**. Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Fundación Mamíferos y Conservación. Quito. <www.mamiferosdelecuador.com> (actualización: 2014-12-16).
- Urbnickel, K., Tschapka, M., y Kalko, E.K.V., 2013. Flexible echolocation behavior of trawling bats during approach of continuous or transient prey cues. **Frontiers in Physiology**. 4(96): 1-16.
- Vallejo, A. 2014. **Caracterización de llamadas de ecolocación e historia natural de tres especies del género Anoura (Chiroptera: Phyllostomidae)**. Disertación de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Veselka, N., McErlain, D. D., Holdsworth, D. W., Eger, J. L., Chem, R. K., Mason, M. J., Brain, K. L., Faure, P. A. y Fenton, M. B. 2010. A bony connection signals laryngeal echolocation in bats. **Nature**, 463:939-942.

- Veselka, N., McGuire, L.P., Dzal, Y.A., Hooton, L.A. y Fenton M.B. 2013. Spatial variation in the echolocation calls of the little brown bat (*Myotis lucifugus*) **Canadian Journal of Zoology**, 91:795–801.
- Voigt-Heucke, S., Taborsky, M., Dechmann, D., 2010. A dual function of echolocation: bats use echolocation calls to identify familiar and unfamiliar individuals. **Animal Behaviour**, 80: 59-67.
- Walters, C.L., Freeman, R., Collen, A., Dietz, C., Fenton, M.B., Jones, G., Obrist, M., Puechmaillwe, J., Sattler, T., Siemers, J., Parsons, S., y Jones, K. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats. **Journal of Applied Ecology**, 49:1064–1074.
- Waters, D.A. y Gannon, M.L. 2004. Bat call libraries: management and potential use. en: Brigham, M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S., and Limpens, H.J.G.A. (eds), **Bat Echolocation Research: Tools, Techniques and Analysis**, Bat Conservation International, Austin, TX, pp. 150–157.
- Willig, M., 2012. A Bat Monitoring Network for Global Change in the Anthropocene: Now or Never. En: Flaquer, C. y Puig-Montserrat, X (Eds). **Proceedings of the International Symposium on the Importance of Bats as Bioindicators**, Museum of Natural Sciences Edicions, Granollers, Catalonia.

7. FIGURAS

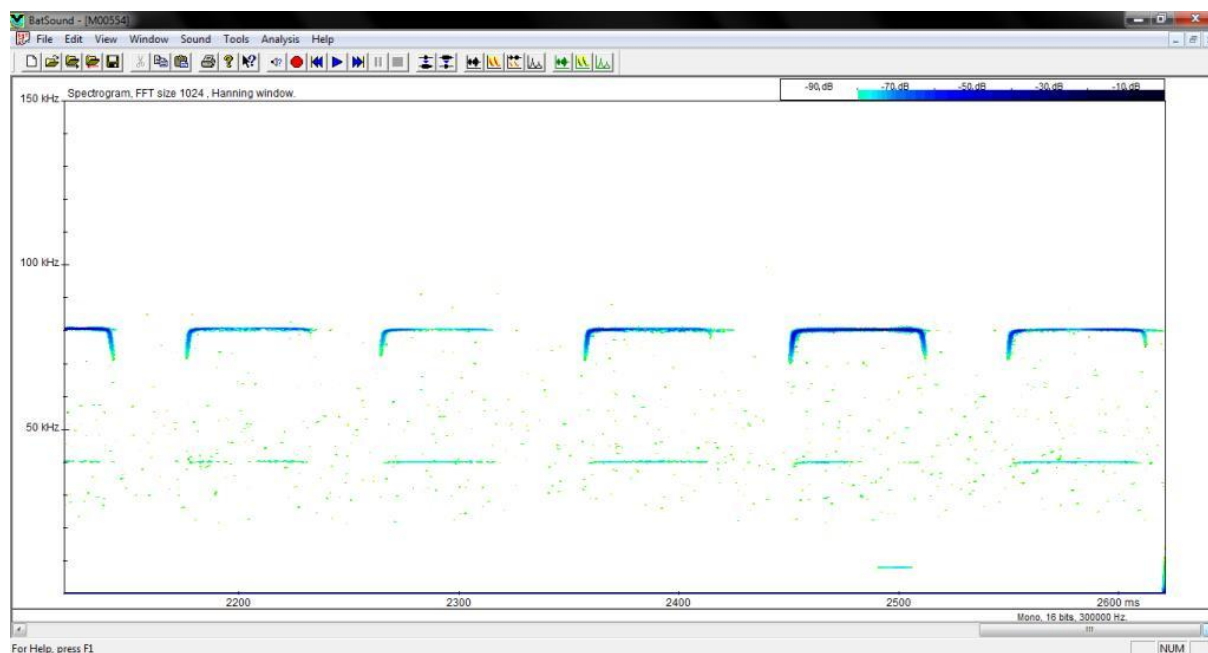


Figura 1: Espectograma. Plano cartesiano en donde el eje x corresponde al tiempo en ms y el eje y a la frecuencia en kHz. Tomada de Lisón (2011).

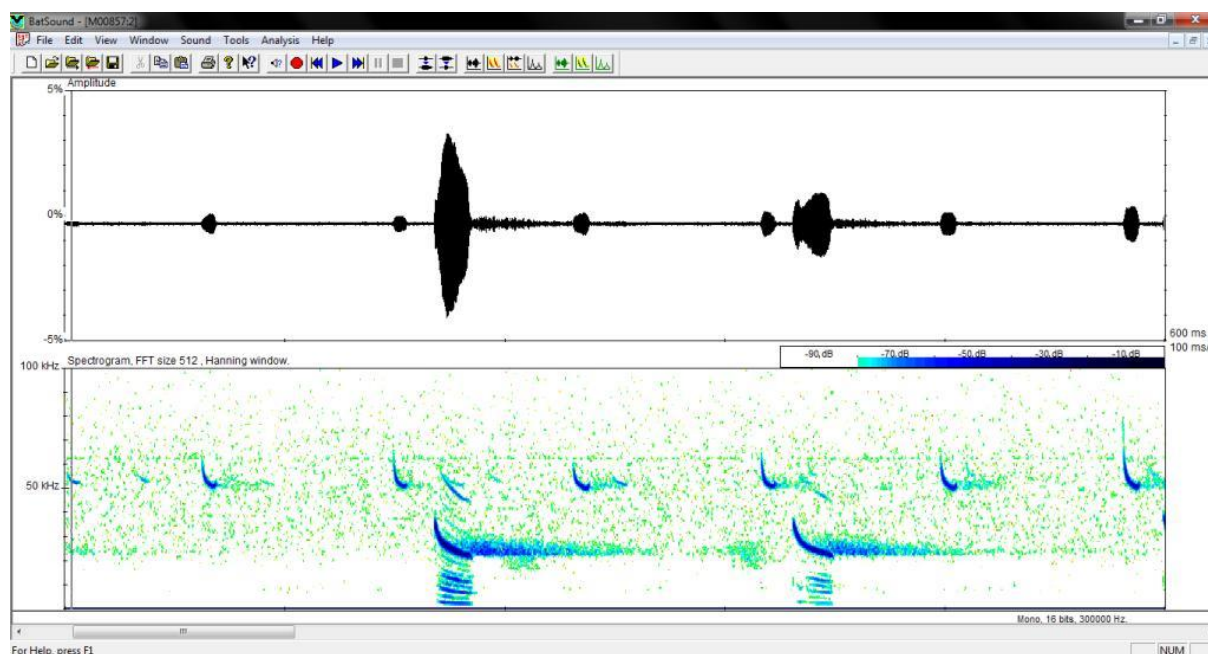


Figura 2: Oscilograma. Plano cartesiano en donde el eje x corresponde al tiempo en ms y el eje y a la amplitud en presión de longitud de onda. Tomada de Lisón (2011).

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN**

Yo, María Cristina Santacruz, C.I. 1705452868 autora del trabajo de graduación intitulado “Ecolocación en murciélagos en el Neotrópico”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 23 de marzo de 2015

Srta. María Cristina Santacruz
C.I. 1705452868